Tome 64, nº 26 — Septembre 1957

Observations sur les parasites du Carpocapse (*Cydia pomonella* L.) près de Genève[1]

par

P. GEIER

Stations fédérales d'essais agricoles

(Avec 19 figures dans le texte)

Les grandes études du parasitisme affectant le Carpocapse, comme celles de Rosenberg (1934) et de Simmonds (1944), furent essentiellement conduites dans l'esprit du « biological control » prévalant à l'époque. On se proposait de déterminer, parmi les antagonistes du ravageur dans un habitat traditionnel — la France dans les deux cas cités — quelles espèces pouvaient le mieux être acclimatées et introduites dans les territoires plus récemment infestés par le Carpocapse.

Bien qu'elle ait connu des succès indiscutables, cette méthode empirique ne saurait être généralisée, de sorte que les conclusions écologiques des auteurs cités présentent actuellement moins d'intérêt que leurs excellentes observations faunistiques et éthologiques.

En effet, on tend à considérer aujourd'hui que l'abondance d'une espèce est conditionnée par une constellation de variables interactives. L'interdépendance qu'on décèle dans l'action de ces variables suggère qu'aucun facteur unique ne peut régir à lui seul, ni dans le temps, ni dans l'espace, les populations d'un ravageur. Il convient d'interpréter les exceptions à cette règle comme des occurrences extraordinaires ou comme les manifestations caractéristiques d'une zone marginale de l'aire de peuplement.

[1] Travail fait entièrement au Musée d'Histoire naturelle de Genève.

On comprend qu'au concept de « lutte biologique » *sensu stricto* se substitue peu à peu celui de « lutte écologique », où l'agent pathogène, parasitaire ou prédateur, cesse de faire figure de frein capable de s'opposer isolément à la pullulation des insectes indésirables, pour s'intégrer à l'ensemble des facteurs dont l'effet combiné peut rendre un milieu défavorable à l'espèce nuisible.

Aucune tentative n'a encore été faite d'apprécier dans cet esprit le rôle du parasitisme au sein du complexe écologique régissant la densité des populations du Carpocapse. La nouvelle définition du problème et l'élaboration des méthodes aptes à le résoudre sont relativement trop récentes pour s'être imposées jusqu'ici dans les domaines particuliers de l'entomologie appliquée.

En outre, pareille entreprise implique l'établissement d'un modèle de la fonction générale liant la population du Carpocapse aux facteurs écologiques [1]. Considérant le parasitisme comme l'un des facteurs en jeu, il s'agit de déterminer la nature et la quantité de ses effets sur la population de l'hôte *dans les circonstances changeantes du milieu.* L'information acquise doit permettre de juger :

si le parasitisme figure parmi les éléments déterminant l'abondance de l'espèce;

si le taux de parasitisme peut être modifié avantageusement de propos délibéré;

si la pression du milieu sur le ravageur peut être accrue par une modification artificielle du taux de parasitisme.

On constate que la plupart des connaissances indispensables au jugement objectif de « l'utilité » des antagonistes font encore défaut d'une manière générale: le cas du Carpocapse ne fait pas exception à la règle.

S'il paraît possible de préconiser l'emploi de la *nuisibilité* comme mesure de la population de Carpocapse, les facteurs écologiques dont on discerne aujourd'hui l'influence sur le ravageur sont pour la plupart des complexes, qu'il conviendrait de résoudre en variables élémentaires afin d'en étudier numériquement les effets (Geier, 1957). Cette remarque s'applique également au parasitisme, que

[1] Le travail de Williams (1951) marque une première étape dans l'élaboration d'un modèle généralisé de ce genre.

j'incline à considérer comme l'un des composants du facteur général « localité » (*loc. cit.*).

Le présent travail rend compte d'observations préliminaires, de caractère faunistique, pouvant contribuer à une étude ultérieure des parasites du Carpocapse, conçue selon les principes énoncés.

Méthode.

Il s'agissait en 1955, à l'origine de l'étude en cours, de se former au plus vite une idée de l'identité et de l'abondance des parasites de Carpocapse aux alentours de Genève, où rien n'avait été fait méthodiquement dans ce domaine, pas plus d'ailleurs que dans le reste de la Suisse.

Les auteurs précédents ont montré que les parasites les plus communs se développent au détriment des chenilles du Carpocapse, dont ils partagent le cocon; les parasites adultes en émergent vers l'époque normale du vol de l'hôte. Je devais donc m'efforcer de rassembler le plus possible de larves du ravageur parvenues à maturité pour en élever les parasites éventuels.

A cet effet, j'ai posé durant l'été des bandes-pièges en carton ondulé ceinturant le tronc et les charpentières d'un assez grand nombre d'arbres fruitiers d'essences diverses (pommiers, poiriers, noyers), répartis dans un tiers environ du canton. Les arbres destinés à porter les bandes furent choisis de manière à garantir l'absence de tout traitement chimique tant dans le passé qu'en cours d'étude. Comme il m'importait alors davantage d'obtenir un matériel d'origines très diverses que des captures homogènes abondantes, la variété ni l'importance de la récolte n'ont généralement déterminé le choix des arbres retenus. Je me suis peu préoccupé de l'ordre chronologique des premiers piégeages: ils n'ont pu débuter qu'en fin juillet, pour s'achever au mois d'octobre. Les bandes, qui restaient en place un mois dans la règle, n'ont pratiquement fourni que des larves hibernantes.

Précisons que j'ai procédé différemment en 1956, année durant laquelle les captures furent effectuées selon un programme méthodique dicté par les enseignements de la saison précédente.

On sait que les ceintures de carton sont d'autant plus prenantes que l'arbre offre moins d'abris naturels aux larves de Carpocapse.

Pour comparer l'infestation respective de deux sujets d'après le seul nombre des larves capturées sur chacun, il faudrait lisser les écorces avec le plus grand soin préalablement au piégeage. Semblable opération m'est impossible: le total des captures d'une saison ne permet donc ici qu'une estimation très approximative des infestations réelles par le Carpocapse.

Toutefois, selon les observations de Garlick (1948) sur les pérégrinations des larves matures en quête d'un emplacement où tisser leur cocon, on peut admettre que tous les individus d'un même arbre ont une chance comparable d'être pris dans les bandes, de sorte que les échantillons tirés par celles-ci sont directement représentatifs de leurs populations respectives, non pas en nombre, mais par la nature et l'abondance relative des parasites.

Lors du dépouillement des bandes, les larves du Carpocapse observées furent retirées de leur premier cocon et contraintes de se loger dans les alvéoles de carton ondulé garnissant une boîte capable de contenir tous les individus capturés pendant une même période dans une même station.

Chacune de ces boîtes devait constituer un élevage distinct. Les élevages furent conduits dans des conditions absolument uniformes, à l'air libre sous un auvent les abritant entièrement du soleil. Les larves en élevage subirent de copieux arrosages mensuels: la mortalité imputable aux circonstances de l'élevage (somme des individus morts prématurément pour un motif inexpliqué et des adultes non émergés parce que bloqués dans l'alvéole par un autre cocon) n'atteint pas 7% de la population originale.

Pendant la période d'émergence, les adultes furent retirés des cages et examinés quotidiennement. En fin de saison, toutes les dépouilles et les cadavres demeurés dans les boîtes firent l'objet d'un contrôle attentif.

Enfin, j'eus l'occasion en 1955 de voir plusieurs centaines d'œufs de Carpocapse dans mes stations d'étude et de rechercher les parasites qui peuvent s'y développer.

Observations systématiques et éthologiques.

L'ensemble des observations effectuées en 1955 permit d'identifier la présence des parasites suivants dans les stations genevoises:

Parasites des larves:

Ephialtes caudatus Ratz., Hym. Ichn. *Pimplinae*; ectoparasite.
Trichomma enecator Rossi, Hym. Ichn. *Ophioninae*; endoparasite.
Pristomerus vulnerator Grav., Hym. Ichn. *Ophioninae*; endoparasite.
Ascogaster quadridentatus Wesm., Hym. Brac. *Cheloninae*; endoparasite.
Microdus rufipes Nees, Hym. Brac. *Agathidinae*; endoparasite.
Elodia tragica Meig., Dipt. Tachin. *Goniinae*; endoparasite.

Hyperparasites:

Perilampus tristis Mayr, Hym. Chalcid. *Perilampinae.*
Dibrachys cavus Walk., Hym. Chalcid. *Pteromalinae.*

Elevages 1955-56: émergence des adultes.

La figure 1 montre les périodes durant lesquelles ont émergé les parasites adultes ainsi que les papillons du Carpocapse obtenus dans les élevages du matériel capturé en 1955.

En ce qui concerne l'ordre d'apparition des parasites par rapport au vol de l'hôte, mes constatations coïncident avec celles de Rosenberg (1954) et de Simmonds (1944).

Quant au Carpocapse, j'ai dénombré quelques 600 papillons provenant principalement du pommier, mais aussi, pour un tiers, du poirier et du noyer. Malgré ces origines différentes et la diversité des périodes de captures, je n'enregistre entre les séries d'élevage aucun écart significatif distinguant un groupe quelconque dont le vol serait hâté ou retardé par rapport à l'ensemble des individus hibernants. Le fait apparaît nettement à l'examen de l'histogramme des fréquences d'émergence quotidiennes (fig. 1), qui décrit une bonne courbe de distribution normale.

Pourtant, Armstrong (1945) affirme que les Carpocapses hibernés sur poirier volent plus tard que ceux du pommier; Basinger & Smith (1946) font la même constatation à propos du noyer; Garlick (1948) distingue dans ses propres élevages de chenilles du pommier des différences dans l'époque d'émergence des adultes selon la date à laquelle les larves ont atteint la maturité. Est-ce à dire que mes observations contredisent celles des auteurs précédents ? Je ne le crois pas, pour les raisons suivantes: notamment, outre que l'importance de mes élevages est relativement limitée, mes captures

n'ont débuté qu'en fin juillet et n'embrassent en conséquence qu'une fraction de la population annuelle du Carpocapse; de plus, la période générale des émergences est nettement retardée dans les élevages genevois par rapport aux dates de début de vol et de vol

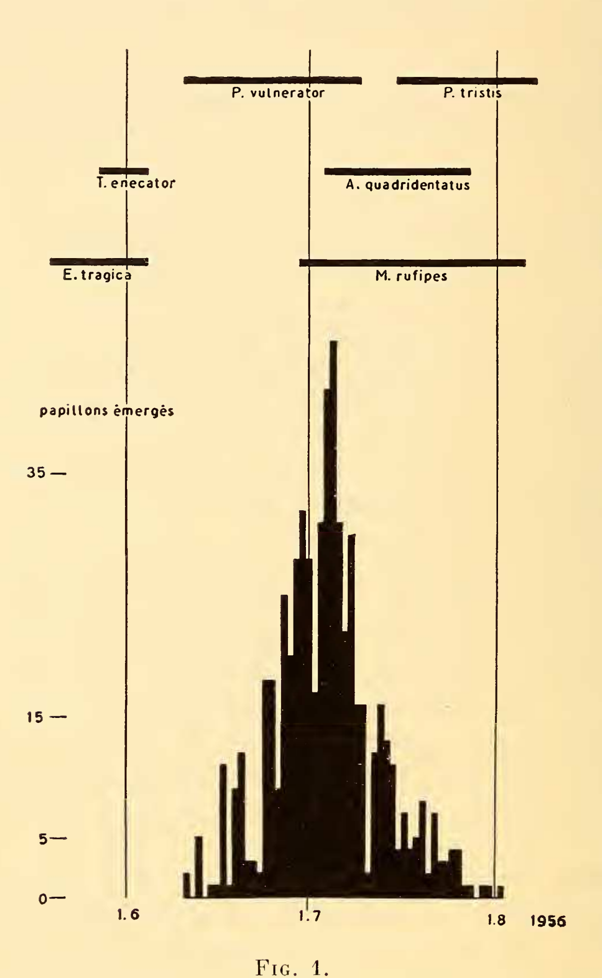


Fig. 1.
Elevages 1955-56: histogramme de fréquence des papillons émergés quotidiennement; périodes d'émergence des parasites.

maximum observées par les auteurs: il n'est pas exclu que le phénomène atténue certains écarts susceptibles de s'affirmer en d'autres circonstances; enfin, je présume que l'époque du vol des

adultes hibernés peut être influencée, au sein d'une même espèce végétale, par la variété de l'arbre ayant hébergé les larves immatures, de sorte que les constatations des chercheurs n'ont pas forcé-

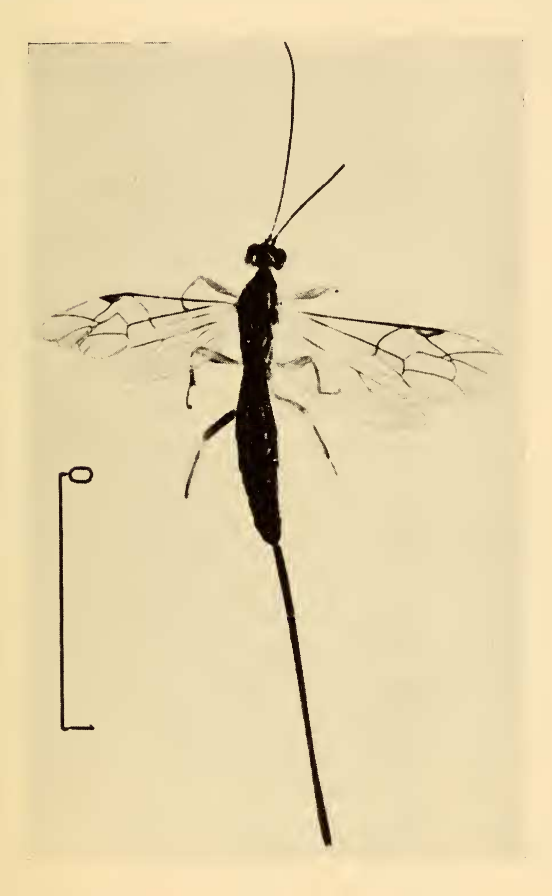


Fig. 2.
Ephialtes caudatus Ratz.
♀; × 3,5.

ment été faites dans des conditions équivalentes. Quoi qu'il en soit, nos connaissances encore fragmentaires de la question interdisent pour le moment toute conclusion générale.

Toujours à propos du Carpocapse, je note que le nombre d'adultes obtenus de chaque sexe est compatible avec un rapport mâles/femelles de valeur 1, normale pour l'espèce, c'est-à-dire que les facteurs de

mortalité auxquels les populations ont été exposées n'ont pas affecté un sexe plus gravement que l'autre de manière systématique. Enfin, le vol des deux sexes est simultané.

Ephialtes caudatus Ratz., Hym. Ichneumonide (fig. 2).

L'espèce est caractérisée par:

l'aréole deltoïde, l'abdomen non pétiolé, la tarière de la longueur du corps *(Pimplinae)*;

la tête transverse et les tergites bosselés (*Pimplini*; in Schmiedeknecht, 1906-8);

le sillon des mésopleures, formant deux arcs distincts accolés à la hauteur de la fossette, les sillons parapsidaux étroits, le propodeum portant deux carènes longitudinales, le clypeus dont la marge antérieure est fortement échancrée dans sa partie médiane (*Ephialtes*; in Perkins, 1941).

Dans l'attente d'une révision complète du genre *Ephialtes*, il semble impossible d'établir une diagnose formelle de l'espèce *caudatus* Ratz. Selon Perkins (1939), deux espèces seraient connues comme parasites de *C. pomonella*, soit *E. caudatus* Ratz. et *E. crassiseta* Thoms. L'auteur anglais *(op. cit.)* propose des critères d'identification qui ne paraissent pas, cependant, permettre une distinction indiscutable des deux groupes: si notre matériel est conforme à *caudatus* par son aspect plus élancé (fémurs postérieurs, notamment), la forme de l'extrémité apicale de sa tarière est en revanche celle que Perkins signale chez *crassiseta*. *E. caudatus* Ratz. est l'espèce la plus communément observée comme antagoniste du Carpocapse et la plus anciennement décrite, aussi semble-t-il indiqué, dans le doute actuel, de lui attribuer tous les *Ephialtes* parasites de cet hôte jusqu'à la démonstration certaine de l'existence sur le même hôte d'une espèce voisine distincte.

Il paraît également vain de chercher à déterminer tous les hôtes de l'espèce d'après la littérature: une étude expérimentale serait ici indispensable. Comme les *Ephialtes* sont des ectoparasites s'attaquant aux insectes les plus divers protégés par un cocon dans un abri naturel, on peut néanmoins présumer que *E. caudatus* n'est pas exclusivement inféodé à *C. pomonella*, mais qu'il peut également se développer au détriment d'autres Microlépidoptères dont les larves sont confinées dans un espace clos.

Quittant leurs quartiers d'hiver avant le vol du Carpocapse, les adultes de *E. caudatus* ont une longévité moyenne de plus d'un mois pour les femelles (ROSENBERG, 1934). Il y a lieu de penser, selon

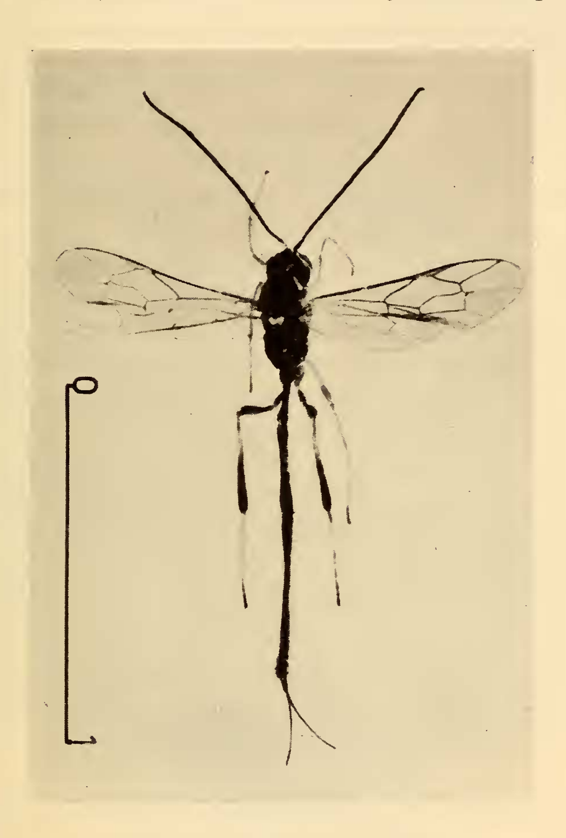


FIG. 3.
Trichomma enecator Rossi.
♀; × 5.

l'auteur cité et selon NAPHTALI (1940), que les parasites printaniers peuvent encore placer leurs œufs dans les cocons dont les Carpocapses hibernants n'ont pas encore émergé à cette époque.

Alors que la première génération de l'été semble évoluer intégralement l'année même, sa descendance, qui parasite les chenilles matures des générations estivales du Carpocapse, montre une tendance à l'hibernation qui augmente à mesure que la saison avance (NAPHTALI, 1940). Mes observations m'inclinent à penser que

E. caudatus effectue chez nous dans la règle une génération estivale et une génération destinée à hiberner; il n'est cependant pas impossible qu'une seconde génération estivale partielle se développe au détriment des Carpocapses bivoltins.

Les adultes de *E. caudatus*, tant mâles que femelles, exercent, en plus du parasitisme larvaire, une action prédatrice sur les hôtes, dont ils consomment l'hémolymphe; ils peuvent détruire de cette manière un nombre considérable de proies, auxquelles s'ajoutent les chenilles que les femelles se contentent de paralyser à coups de tarière, sans oviposition (Naphtali, 1940).

On comprend que ces habitudes, dont les conséquences écologiques sont analysées par Flanders (1953), jointes au superparasitisme et à l'hyperparasitisme coutumiers de l'espèce, ainsi qu'à la faculté de pondre en deux temps dans la même population hibernante de l'hôte, rendent extrêmement difficile l'évaluation de l'effet limitatif de *E. caudatus* sur le Carpocapse.

Je n'ai constaté jusqu'ici la présence de l'Ichneumon qu'à trois endroits dans les dix stations genevoises étudiées. Il est probablement plus fréquent; en effet, on tend à sous-estimer son abondance parce que ses larves sont généralement détruites à l'ouverture des cocons du Carpocapse, cocons que les chenilles paralysées ne parviennent pas à reconstituer. *E. caudatus* devrait être élevé selon une technique différente de celle qui suffit pour les endoparasites: il est possible d'obtenir l'éclosion des adultes hibernants dès l'automne par forçage en laboratoire.

Trichomma enecator Rossi, Hym. Ichneumonide (fig. 3).

Cette espèce semble avoir été signalée pour la première fois comme parasite du Carpocapse par Sciarra (1915). Sa position systématique est définie par:

l'abdomen pétiolé, fortement déprimé latéralement, le premier segment rectiligne *(Ophioninae)*;

la cellule radiale allongée, le stigma étroit, l'absence d'aréole, l'insertion de la seconde nervure récurrente à l'unique nervure aréolaire, la sculpture grossière du propodeum, les saillants du propodeum recouvrant les hanches postérieures (fig. 4*a*), l'épaississement des tarses postérieurs (*Anomalonini*; in Schmiedeknecht, 1908-11; et Meyer, 1931);

les yeux nettement ciliés *(Trichomma)*;

l'absence d'épine frontale, la marge antérieure du clypeus portant une dent médiane (fig. 4*b*), le scutum plat, faiblement déprimé longitudinalement, le nervellus rectiligne (*T. enecator* Rossi; in MEYER, 1931).

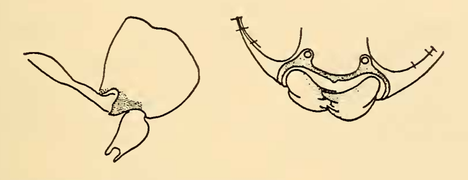


FIG. 4.
T. enecator: a) saillants du propodeum (partie ombrée); *b)* clypeus.

Selon ROSENBERG (1934), notamment, *T. enecator* serait fort polyphage, attaquant les chenilles de nombreux Lépidoptères, parmi lesquels prédominent les Tordeuses.

Les adultes printaniers de cet endoparasite émergent, peu avant le début du vol de leur hôte, des chrysalides de Carpocapse où l'on observe les restes de leur propre coton (fig. 5). Leur copulation

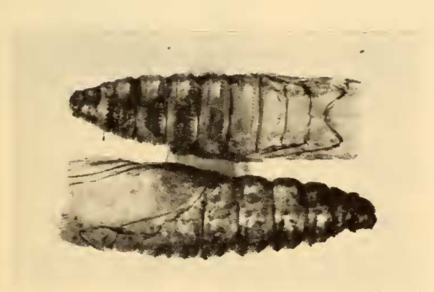


FIG. 5.
Chrysalides de Carpocapses après émergence de *T. enecator*; × 6.

retardée et leur longévité d'environ un mois (ROSENBERG, 1934) suggèrent qu'ils peuvent pondre normalement dans les jeunes larves estivales de *C. pomonella*, sans nécessairement devoir se rabattre sur un hôte intermédiaire. La faiblesse de leur tarière interdit selon toute vraisemblance l'attaque des chenilles et des chrysalides

en cocons. Les prélèvements de larves immatures de Carpocapse opérées par Simmonds (1940) dans les fruits montrent sans doute que l'oviposition de *T. enecator* s'effectue très tôt, soit avant la pénétration de la chenille dans un fruit, soit dans la galerie superficielle de la jeune larve.



Fig. 6.
Pristomerus vulnerator Grav.
♀; × 6.

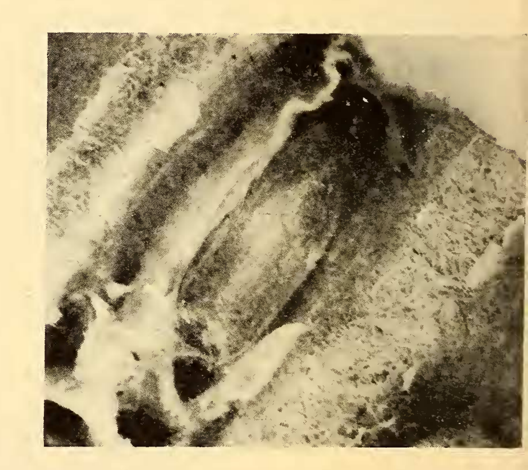


Fig. 7.
Cocon de *P. vulnerator* in situ; × 6.

A l'instar des autres endoparasites du Carpocapse, *T. enecator* adopte très vraisemblablement le rythme évolutif de son hôte, univoltin pour la grande majorité des larves, bivoltin pour une partie des individus les plus précoces.

Je n'ai observé la présence de l'espèce que dans deux stations genevoises sur dix; elle s'avère plus abondante sur Carpocapses du noyer que sur matériel du pommier.

Pristomerus vulnerator Grav., Hym. Ichneumonide (fig. 6).

Cette espèce est définie en systématique par:

l'abdomen pétiolé, fortement déprimé latéralement, le premier segment rectiligne *(Ophioninae)*;

le stigma et la cellule radiale courts et larges, les deux abscisses de la nervure radiale formant un angle marqué, les pattes postérieures plus longues et plus épaisses que les pattes précédentes, le fémur postérieur armé d'une forte dent *(Pristomerini)*;

l'absence d'aréole, le nervellus brisé, les quatre fémurs antérieurs inermes, les fémurs postérieurs renflés *(Pristomerus)*;

le flagelle aminci à la base, le thorax noir, le mésonotum mat, la dent du fémur postérieur insérée vers le milieu de l'article, la tarière de la longueur de l'abdomen (*P. vulnerator* Grav.; in Schmiedeknecht, 1908-11).

Comme le précédent, cet Ichneumon serait capable de se développer au détriment d'une série de chenilles de Microlépidoptères, notamment.

Les adultes printaniers quittent leur cocon gris-brun caractéristique (fig. 7), tissé à l'intérieur de celui de leur hôte, à une époque coïncidant avec le début du vol des Carpocapses. Compte tenu de leur longévité d'un mois, on conçoit que les femelles n'éprouvent pas de difficulté à trouver de jeunes chenilles en suffisance. Rosenberg (1954) observe que les pondeuses insèrent leur tarière dans les galeries récentes, cherchant à atteindre et à infester les larves de Carpocapse peu après leur entrée dans le fruit; elles ignorent les larves de l'hôte qui se trouvent à découvert.

Le rythme évolutif de *P. vulnerator* est identique à celui du Carpocapse.

L'espèce semble plus fréquente que les deux précédentes: elle apparaît dans six stations genevoises sur dix.

Ascogaster quadridentatus Wesm., Hym. Braconide (fig. 8).

Sciarra (1915) cite le premier *A. quadridentatus* ex *C. pomonella*. L'espèce se définit par:

la soudure des segments abdominaux un à trois, formant une carapace bombée, la présence de deux nervures transverso-cubitales *(Cheloninae)*;

la présence de la première abscisse cubitale, l'effacement des sutures abdominales (*Ascogaster*; Marshall in André, 1888);

la marge antérieure du clypeus portant une dent médiane, la tête noire, arrondie en arrière des yeux, le mésonotum grossièrement rugueux, le propodeum armé de quatre dents (fig. 9) (*A. quadridentatus* Wesm.; in SZEPLIGETI, 1908).



Fig. 8.
Ascogaster quadridentatus Wesm.; × 12.

A. quadridentatus est signalé comme parasite de nombreux Microlépidoptères, en particulier de Tordeuses. BOVEY (1937) l'élève en Suisse ex *Grapholita funebrana* Tr. C'est, de tous les parasites du Carpocapse, le plus répandu et le plus étudié, en partie sous le nom de *A. carpocapsae* Vier., synonyme reconnu par FERRIÈRE in ROSENBERG (1934).

Après les travaux de COX (1932), *A. quadridentatus* a fait l'objet de beaucoup de tentatives d'acclimatation, dont plusieurs furent couronnées de succès (NEL, 1942); on peut se demander, en revanche, si la pratique qui consiste à libérer chaque années dans la nature des adultes multipliés en insectarium s'est avérée vraiment

efficace: le doute est permis en l'absence d'investigations méthodiques.

Selon Cox (1932), la femelle adulte pond dans l'œuf du Carpocapse et la larve parasite pénètre dans l'hôte peu avant l'éclosion de celui-ci. Le comportement de la chenille n'est pas affecté jusqu'à la formation du cocon, après quoi le Braconide émerge du corps de sa victime pour effectuer en ectoparasite son troisième stade larvaire et tisser son propre cocon, d'un blanc métallique, dans

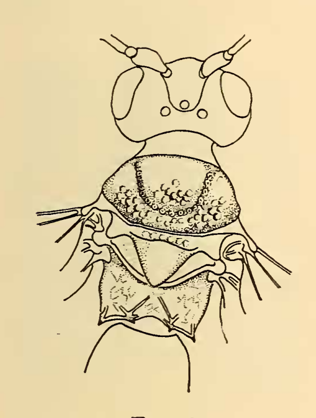


Fig. 9.
A. quadridentatus: thorax et propodeum.



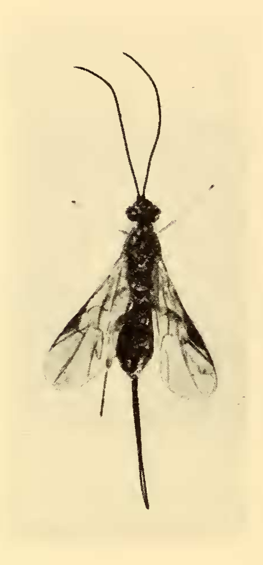
Fig. 10.
Cocon de *A. quadridentalus*; × 6.

celui du Carpocapse (fig. 10). L'auteur américain et ses successeurs notent la taille réduite et l'affaiblissement des chenilles du Carpocapse attaquées par *A. quadridentatus*: comme nous le verrons, c'est probablement la présence de tels individus dans les collections observées qui incite Wiesmann (1937), puis Bender (1953), à penser qu'une certaine proportion de Carpocapses hibernent au quatrième stade larvaire.

Au cours de son existence d'un mois environ, la femelle adulte peut pondre plusieurs centaines d'œufs. Rosenberg (1934), qui rapporte cette information, donne en outre de précieux renseignements sur le comportement de la pondeuse à propos du superparasitisme.

Le rythme évolutif de *A. quadridentatus* est dicté par celui de son hôte, dans le cas présent tout au moins.

En dépit de la mortalité élevée frappant en élevage les chenilles parasitées par *A. quadridentatus*, imputable à l'affaiblissement et à la paralysie des larves, dont beaucoup sont incapables de tisser un second cocon, cette espèce est l'un des antagoniste du Carpocapse les mieux représentés dans mes élevages: elle apparaît dans sept stations genevoises sur dix, sur pommier et sur poirier.



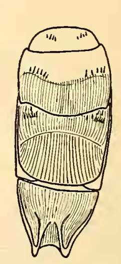


Fig. 12.
M. ufipes: segments abdominaux 1 à 4, face dorsale.

Fig. 11.
Microdus rufipes Nees.
♀; × 6.

Microdus rufipes Nees, Hym. Braconide (fig. 11).

Cette espèce est rarement citée ex *C. pomonella*. On la connaît de Yougoslavie, sous l'appellation générique de *Bassus* (Bragina, 1926) et de Bulgarie, où elle fut obtenue en 1932 par Tcherbadjev, selon un renseignement inédit de Ferrière qui l'a identifiée.

M. rufipes est caractérisé par:

l'abdomen aux sutures bien marquées, dont celle des segments deux à trois n'est pas articulée, la deuxième cellule cubitale aréolée, la cellule radiale étroite, n'atteignant pas l'extrémité de l'aile *(Agathidinae)*;

la face en triangle équilatère, la présence de trois cellules cubitales, dont la première est confondue avec la première cellule discoïdale *(Microdus)*;

les segments abdominaux deux et trois striolés, du moins en partie (fig. 12), les hanches postérieures rougeâtres, les sillons profonds du mésonotum, la fossette crénelée des mésopleures (*M. rufipes* Nees; Marshall in André, 1888).

Vu l'époque d'émergence des adultes hibernés et l'anatomie des femelles, on peut présumer que la ponte s'opère dans les jeunes chenilles du Carpocapse. Le cocon de l'espèce, qu'on trouve facilement dans celui de l'hôte consommé, est semblable au cocon de *A. quadridentatus* (fig. 10).



Fig. 13.
Elodia tragica Meig.; × 6.

Fig. 14.
Puparia de *E. tragica*; × 6.

Le rythme évolutif du Braconide semble régi par celui du Carpocapse: quelques adultes peuvent apparaître en été avec les papillons bivoltins de l'hôte.

M. rufipes n'est pas fréquent dans mes élevages; je l'observe dans deux seulement des dix stations genevoises, sur matériel provenant du pommier et du noyer.

Elodia tragica Meig., Dipt. Tachinide (fig. 13).

Figurant aussi dans la littérature sous l'appellation erronée de *Arrhinomya*, cette espèce fut signalée par Baer (1921) comme parasite du Carpocapse: elle fait l'objet d'une étude systématique de L.-P. Mesnil in Lindner (1952). *E. tragica* apparaît dans presque toutes les listes d'antagonistes du Carpocapse établies pour l'Europe.

Les individus ayant hiberné quittent avant le début du vol de l'hôte le puparium typique qu'ils forment dans la dépouille larvaire de la chenille attaquée, à l'intérieur de son cocon (fig. 14). Parvenus à maturité, les ovaires de la femelle contiennent des centaines d'œufs très petits, dont on ignore les conditions d'éclosion. Selon L.-P. Mesnil (*in litt.*), il ne s'agit probablement pas d'œufs microtypes, caractéristiques de certains Tachinides, qui n'éclosent qu'après avoir été avalés par l'hôte. Les travaux de Rosenberg (1934) font douter, d'autre part, que l'espèce soit larvipare, puisque cet auteur obtient en élevage des œufs déposés sur fruits, notamment, dont les larves ne parviennent pas à sortir.



Fig. 15.
Perilampus tristis Mayr; × 10.

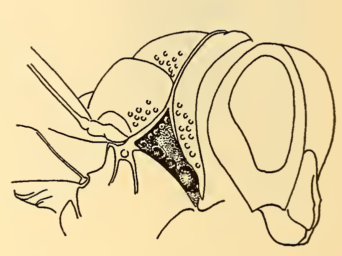


Fig. 16.
P. tristis: prépectus.

Le rythme évolutif de *E. tragica* semble régi par celui de la chenille attaquée: on observe l'apparition d'adultes dans les élevages estivaux au moment du vol des papillons bivoltins.

Sans être rare, le Tachinide n'est cependant pas très fréquent dans mes élevages: il apparaît dans cinq stations genevoises sur dix, de chenilles du pommier, du poirier et surtout du noyer.

Perilampus tristis Mayr, Hym. Chalcidien (fig. 15).

Cette espèce est caractérisée par:

le thorax bombé, très développé, le pronotum court, le scutellum recouvrant toute la partie postérieure du thorax, l'abdomen sub-triangulaire, les deuxième et troisième sternites soudés en une plaque recouvrant presque tout l'abdomen *(Perilampidae)*;

le clypeus grand, l'aire supra-clypéaire, les sillons parapsidaux convergeant en arrière, la nervure marginale pas plus longue que la moitié de la cellule costale, l'abdomen non pétiolé (*Perilampus*; d'après Ferrière, inédit);

le corps noir, le prépectus presque fusionné avec le pronotum, ponctué vers le bas (fig. 16) (*P. tristis* Mayr; in Steffan, 1952).



Fig. 17.
Cocon de *P. vulnerator* hyperparasité par *P. tristis* (capsule céphalique de l'hôte détachée); cocon de *P. vulnerator* normal (avec la capsule céphalique de l'hôte); × 10.

P. tristis est hyperparasite de certains antagonistes primaires du Carpocapse. On reconnaît son activité après l'émergence au fait que les cocons des Hyménoptères attaqués sont ouverts irrégulièrement et qu'ils contiennent, en plus des dépouilles larvaires de l'hôte original, celles du Chalcidien (fig. 17).

J'obtiens *P. tristis* ex *P. vulnerator*, moins fréquemment ex *A. quadridentatus* et une fois ex *M. rufipes*, vraisemblablement, dans six stations genevoises sur dix. L'éthologie de l'espèce est ignorée.

Dibrachys cavus Walk., Hym. Chalcidien.

Ce petit Pteromalide, extraordinairement polyphage, apparaît sporadiquement dans les élevages de Carpocapse, soit comme parasite primaire, soit comme superparasite soit encore comme hyperparasite. Il s'en prend aux individus en cocons, attaquant indifféremment les chenilles et les chrysalides (Sciarra, 1915; Rosenberg, 1934). Comme pour *E. caudatus*, sa fréquence peut être sous-estimée dans les populations de larves retirées d'un premier cocon.

Trichogramma sp., Hym. Chalcidien.

Malgré des recherches attentives, je n'ai pas observé directement l'insecte dans mes stations. Accomplissant tout son développement dans l'œuf de l'hôte, qui prend, dès l'infestation, une teinte sombre uniforme, le Trichogramme émerge en forant un trou rond caractéristique (Marchal, 1936). J'ai trouvé à quelques reprises des œufs noirs, semblant parasités, sans parvenir à en obtenir l'éclosion, dans des conditions d'élevage extrêmement rudimentaires, il est vrai. A une seule occasion, un œuf de Carpocapse sur feuille de pommier m'a paru porter les traces nettes d'une infestation par *Trichogramma*.

S'il existe bien à Genève un Trichogramme capable d'attaquer les œufs du Carpocapse (ce qui n'est pas démontré !), ce Chalcidien est fort discret et vraisemblablement très peu fréquent. On a d'ailleurs l'impression, au vu de la littérature, que les parasites des œufs de *C. pomonella* sont plutôt actifs dans la partie méridionale de l'habitat du ravageur: notre pays ne constituerait donc, au mieux, qu'une zone marginale dans l'aire de peuplement du Trichogramme.

Dimensions relatives des larves de Carpocapse saines et parasitées.

Lors de l'examen final des résidus demeurés dans les boîtes d'élevage en automne 1956, j'ai retiré les capsules céphaliques des dépouilles larvaires de Carpocapse trouvées dans les cocons, en les groupant par catégories, selon qu'il s'agissait d'individus dont un papillon était issu normalement ou de chenilles parasitées, identifiables aux dépouilles de l'antagoniste.

Sachant que les dimensions de la capsule céphalique sont proportionnelles à la taille de la larve et que la hauteur du front est elle-même proportionnelle à la grandeur de la capsule céphalique, j'ai disséqué et préparé plusieurs séries de fronts larvaires en les collant à plat, face en haut, sur un porte-objet, de manière à les mesurer avec une rigueur suffisante. La figure 18 illustre la mesure adoptée.

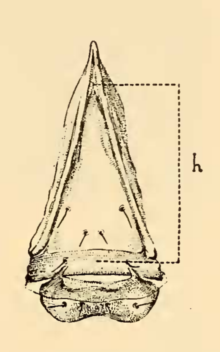


Fig. 18.
Mesure de la hauteur du front larvaire.

Ces mensurations ont porté sur le matériel de cinq stations seulement sur dix, obtenu dans des conditions comparables en 1955; elles s'étendent, dans les élevages correspondants, à toutes les larves parasitées, à toutes les larves mortes prématurément sans cocon ou dans un cocon rudimentaire, ainsi qu'à un échantillon de cent larves normales choisi au hasard dans l'ensemble.

Se reportant au graphique 1 de la figure 19, on constate que les fréquences relatives cumulées pour les hauteurs de front des larves saines se répartissent assez bien le long d'une même droite. Cela signifie, dans le cas particulier, que les chenilles matures non parasitées constituent une population homogène quant à la taille, dans

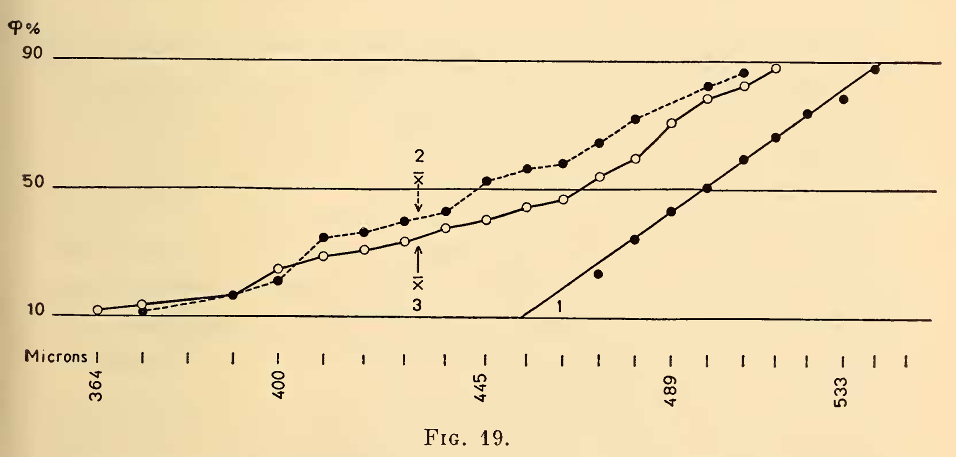


Fig. 19.
Hauteur frontale des capsules céphaliques de chenilles matures: fréquences relatives cumulées (distribution normale standardisée).
1: chenilles saines; 2: chenilles parasitées, au total;
3: chenilles mortes prématurément sans avoir tissé un second cocon.

laquelle les individus sont distribués normalement. Je dois donc admettre que tous les papillons apparus dans mes élevages sont issus de larves ayant tissé leur cocon au cinquième stade, quelle que soit l'époque à laquelle elles ont atteint la maturité.

En revanche, les endoparasites affectent diversement la taille des chenilles attaquées: selon leur nature, ils peuvent la réduire ou en accroître la variabilité (tableau 1). C'est ainsi que la taille moyenne des larves matures infestées par *A. quadridentatus* est très significativement inférieure à celle des larves matures saines; la taille moyenne des larves matures infestées par *P. vulnerator* est significativement inférieure à celle des chenilles saines, d'une part,

	Moyenne	Limites fiduciaires dela moyenne pour P = 95 %
Larves non parasitées	500,51	± 6,22
Larves mortes prématurément, au total	429,39	± 20,89
Larves parasitées, au total	430,28	± 15,56
Larves parasitées par *P. vulnerator* .	439,17	± 13,34
Larves parasitées par *A. quadridentatus*	384,05	± 19,12

Tableau 1.

Hauteur du front des larves de Carpocapse matures, en microns.

et significativement supérieure à celle des chenilles parasitées par *A. quadridentatus*, d'autre part. Les autres parasites considérés, soit *E. tragica* et *T. enecator*, ne modifient pas, dans le cas présent, la taille de leurs victimes matures d'une manière significative.

On peut penser que ces différences ne sont pas sans rapport avec le rythme spécifique du développement larvaire de chaque parasite. On note, en plus de la réduction de taille, une variabilité de la hauteur du front significativement plus élevée chez les larves parasitées que dans la population saine. Peut-être s'agit-il là d'une conséquence habituelle du parasitisme, voire même de l'hyperparasitisme occasionnel par *P. tristis*.

Je juge peu probable que les chenilles attaquées par *A. quadridentatus* aient atteint la maturité au quatrième plutôt qu'au cinquième stade larvaire, et cela pour les raisons suivantes: sachant que le Carpocapse connaît cinq états larvaires et que la hauteur

Station	Captures du... au...	Essence fruitière	Chenilles en élevage	Papillons	Chenilles biennales	Déchet d'élevage [1]	Chenilles présumées parasitées [2]	E. caudatus (L)	T. enecator				P. vulnerator				A. quadridentatus				M. rufipes				E. tragica				P. tristis				D. cavus		
									émergés	avortés	hyperparasités	Total	émergés	avortés	hyperparasités	Total	émergés	avortés	hyperparasités	Total	émergés	avortés	hyperparasités	Total	émergés	avortés	hyperparasités	Total	ex P. vulnerator	ex A. quadridentatus	ex N. rufipes	Total	ex ?	ex E. tragica	Total
Vésenaz	19.7-10.9	pom.	135	105	–	1	11	–	–	–	–	–	5	1	–	6	10	–	2	12	–	–	–	–	–	–	–	–	–	2	–	2	4	–	4
	10.9-10.10	»	58	46	–	3	5	–	–	–	–	–	–	–	–	–	3	–	–	3	–	–	–	–	–	1	–	1	–	–	–	–	–	–	–
Vandœuvres 1 .	21.7-15.9	pom.	141	113	–	6	4	1	2	1	–	3	3	–	2	5	5	–	–	5	–	–	–	–	3	1	–	4	2	–	–	2	–	–	–
Vandœuvres 2 .	21.7-15.9	noyers	90	51	–	4	8	2	9	–	–	9	–	–	–	–	–	–	–	–	3	–	3	6	8	2	–	10	–	–	3	3	–	–	–
Châtelaine . . .	16.7-25.8	pom.	41	27	1	2	5	–	–	–	–	–	2	–	1	3	1	–	2	3	–	–	–	–	–	–	–	–	1	2	–	3	–	–	–
	25.8-1.10	»	64	51	–	5	4	–	–	–	–	–	2	1	1	4	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	1	–	–	–
Florissant . . .	26.7-7.9	pom.	36	29	–	–	3	–	–	–	–	–	3	–	1	4	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	1	–	–	–
	12.9-10.10	»	17	11	–	2	3	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	1	–	–	–	–	–	1	1

TABLEAU 2.

Résultats numériques de l'élevage de larves de Carpocapse capturées dans cinq stations genevoises en 1955.

[1] Chenilles mortes prématurément en élevage, par accident ou pour cause inconnue.
[2] Chenilles mortes prématurément en élevage, sans cocon ou dans un cocon rudimentaire.

moyenne du front des chenilles néonates se trouve vraisemblablement comprise entre les limites de 140 et de 154 microns, tandis que celle des larves matures saines s'inscrit, dans le cas présent, entre les limites de 494 et de 507 microns, je puis estimer à 330 microns environs de moyenne la hauteur frontale normale du quatrième stade larvaire, en application de la loi de Dyar (1890, in Wigglesworth, 1939). En accordant au quatrième stade une variance égale à celle des larves parasitées par *A. quadritentatus* — ce qui est sûrement excessif —, les deux moyennes n'en diffèrent pas moins significativement. Comme les chenilles infestées par *A. quadridentatus* sont donc plus grandes que la normale du quatrième stade et plus petites que les chenilles matures saines, il est bien raisonnable de les considérer comme des larves du cinquième stade atrophiées par le parasite. La même remarque s'applique *a fortiori* aux chenilles victimes de *P. vulnerator*, dont l'atrophie est moins marquée.

Si l'on considère comme un ensemble unique toutes les larves de Carpocapse attaquées par un endoparasite dans les cinq stations étudiées ici, on obtient, pour la hauteur du front, une moyenne et une variance qui diffèrent très significativement de celles de la population saine. Ces deux paramètres sont en revanche si voisins de ceux de l'ensemble des larves mortes prématurément sans cocon ou dans un cocon rudimentaire que toutes les chenilles de cette dernière catégorie peuvent fort bien avoir été parasitées et avoir succombé en élevage de ce fait.

Le tracé très semblable des courbes 2 et 3 de la figure 18 milite en faveur de cette hypothèse et laisse même penser que la représentation proportionnelle des espèces n'est pas très différente dans l'un et l'autre cas; il montre clairement qu'il s'agit, au contraire de la droite 1 (fig. 19), d'ensembles hétérogènes de grande variance, groupant des individus de taille plutôt réduite par rapport à la normale.

Cette thèse est encore appuyée par Rosenberg (1934), qui perd 42% des larves dans un élevage de chenilles presque toutes parasitées, contre 8% seulement dans un élevage de chenilles saines.

En conséquence, il paraît juste de compter parmi les individus parasités les larves sans cocon ou dans un cocon rudimentaire mortes prématurément dans les élevages.

Taux de parasitisme.

Les résultats numériques des élevages de larves capturées dans cinq des dix stations genevoises étudiées en 1955 figurent aux tableaux 2 et 3. J'ai renoncé à donner les observations correspondantes faites dans les élevages provenant des cinq autres stations, où les périodes de capture ne sont pas continues.

Il apparaît, à l'examen du tableau, que le taux du parasitisme affectant les chenilles univoltines prises sur les pommiers est sensiblement égal, en 1955, dans les quatre premières stations: l'épreuve du test chi-carré (Linder, 1951) ne révèle en effet aucun écart

Stations	Vésenaz	Vandœuvres 1	Châtelaine	Florissant	Vandœuvres 2
Epoque des captures	19.7-10.10	21.7-15.9	16.7-1.10	26.7-10.10	21.7-15.9
Papillons	78	80	75	75	57
Déchet d'élevage	2	4	7	4	4
Larves présumées parasitées . .	8	3	9	11	9
Parasites primaires observés .	12	13	9	10	30
Chenilles parasitées au total .	20	16	18	21	39

Tableau 3.

Pourcentage des individus des différentes catégories observées dans les élevages de larves de Carpocapse capturées dans cinq stations genevoises en 1955.

significatif sous ce rapport entre les vergers, bien que la structure de la population parasitaire diffère dans chaque cas en espèces et en nombres. Les résultats des autres élevages confirment la variabilité qualitative de ces populations. S'il est prématuré de tirer des enseignements écologiques du travail fait jusqu'ici, on peut toutefois supposer de fortes interactions biocénotiques entre parasites: la justification de cette hypothèse aboutirait à montrer que l'efficacité intrinsèque des espèces n'est pas additive, c'est-à-dire que l'abondance d'un parasite donné ne peut s'accroître qu'aux dépens d'une autre espèce parasite, dans un milieu déterminé.

La proportion des chenilles parasitées est significativement plus forte dans le matériel prélevé sur noyers (Vandœuvres 2) que dans les élevages de larves du pommier. Cette différence est d'autant plus frappante que les stations Vandœuvres 1 et 2 sont immédiatement voisines. J'ignore si cette différence est constante: la question devrait être étudiée car il ne paraît pas exclu que le noyer constitue un réservoir de parasites dont bénéficient les vergers voisins: je note à ce propos que *T. enecator* et *M. rufipes* (matériel 1956) n'apparaissent sur pommier qu'à Vandœuvres. Alors même que le taux du parasitisme ne pourrait être élevé par des apports artificiels, la diversification des espèces dans un habitat donné présente un intérêt évident.

Il ne serait pas judicieux de chercher à tirer dès maintenant une conclusion pratique des observations dont je rends compte. L'étude doit donc se poursuivre, en visant particulièrement à établir, aussi tôt que possible, la nature de la relation liant le parasitisme à la nuisibilité du Carpocapse, celle-ci exprimant l'abondance et l'activité du ravageur (Geier, 1957). C'est sur la seule base de cette relation qu'on pourra procéder à une première estimation du rôle joué par les parasites dans la limitation du Carpocapse.

Quelle que soit la somme des travaux nécessaires à une interprétation écologique correcte de l'action des parasites, on doit admettre aujourd'hui que ces parasites existent, qu'ils sont sans doute capables d'influer sur la nuisibilité du Carpocapse et que la recherche appliquée à la protection des végétaux ne doit plus méconnaître leur activité [1].

Remerciements.

Je tiens à exprimer ma très vive gratitude à M. le Dr Ch. Ferrière, Conservateur au Muséum d'Histoire naturelle de Genève, Directeur du Service d'Identification des Insectes entomophages de la Commission internationale de lutte biologique. Sans ses encouragements, son aide et ses conseils dispensés quotidiennement, sans la documentation dont il m'a fait bénéficier, ce travail n'aurait pas été mené à chef. Il faut souligner à ce propos combien peut être féconde la collaboration directe du systématicien et de l'écologiste,

[1] Depuis la rédaction de cet article, C.R. MacLellan, de Kentville N.S., a en outre attiré l'attention de l'auteur sur l'importance de la destruction des larves de Carpocapse par les prédateurs généraux.

pour souhaiter non seulement qu'elle se développe, mais qu'elle soit reconnue à l'avenir comme la condition préalable de toute recherche en matière d'entomologie appliquée.

Ma reconnaissance va également à M. le professeur A. Linder, du Laboratoire de Statistique mathématique de l'Université et à M. le Dr E. Dottrens, Directeur du Muséum, pour avoir généreusement facilité mon activité à Genève.

Je remercie enfin M. L.-P. Mesnil, sous-directeur du Service d'Identification des Insectes entomophages, qui a bien voulu déterminer les Diptères apparus dans mes élevages, et M. Ch. Bromm, photographe de l'Hôpital cantonal de Genève, à qui je dois la documentation photographique illustrant ce travail.

Summary.

This paper is an introduction to a study of host-parasite relationship in Codling Moth populations near Geneva.

About 800 Codling Moth larvae have been captured in 1955 and bred through to adults in 1956: the parasites observed are listed; their systematics and bionomics are briefly reviewed.

Evidence based on comparative measurements of the head capsule of larval exuviae after adult emergence suggests that:

i) the Codling Moth cocoon is spun by fifth instar larvae exclusively;

ii) mature non parasitized larvae form a normally distributed population, significantly bigger with regard to size of body than larvae parasitized either by *P. vulnerator* or by *A. quadridentatus*, the latter being intermediate between the normal fifth and fourth instars. Parasitism by *T. enecator* and *E. tragica* does not affect larval size significantly in the present case;

iii) the total population of mature parasitized Codling Moth larvae examined after adult emergence differs quite significantly from the population of healthy larvae, whereas its parameters equal those of the total population of larvae prematurely dead without having spun a complete second cocoon in the breeding cages. It is thought that most of the latter must be considered as having been parasitized and their number should be added to the total of emerged parasites.

Following ecological points are briefly discussed: unity in the period of Spring moth emergence, notwithstanding differences in the time of larval maturity; relative uniformity of the rate of parasitism in four unsprayed apple orchards under survey; high degree of parasitism observed on walnut trees; considerable differences in the specific structure of local parasite populations; impossibility of assessing the practical " value " of parasites before rates of parasitism and levels of Codling Moth damage have been correlated over long periods.

LITTÉRATURE CITÉE

André, E., 1888. *Species des Hyménoptères: Braconides I.* Beaune.

Armstrong, L., 1945. *Differences in the life history of Codling Moth attacking pear and apple.* Canad. Ent. 77 (12): 231-3.

Baer, W., 1921. *Die Tachinen als Schmarotzer der schädlichen Insekten* Z. angew. Ent. 7: 349-423.

Basinger, A. J. and Smith, H. S., 1946. *Notes on the time of emergence, longevity and oviposition of Codling Moth from walnuts, apples and pears.* Bull. Dept. Agric. Calif. 35: 37-8.

Bender, E., 1953. *Vergleichende Untersuchungen über* Laspeyresia janthinana *Dup. and* Carpocapsa pomonella *L.* Verh. Deutsch. Ges. f. angew. Ent., 12. Mitglversamml.

Bovey, P., 1937. *Recherches sur le Carpocapse des prunes.* Rev. Pathol. vég. Ent. agr. France 24: 189-317.

Bragina, A., 1926. *Parasites of* Cydia pomonella *L. near Belgrade.* Glasnik Centralnog Higijensk. Zavoda 1: 60-2.

Cox, J. A., 1932. Ascogaster carpocapsae *Vier., an important parasite of* Cydia pomonella *L.* Tech. Bull. N. Y. St. Agr. Exp. Sta. 188.

Flanders, S. E., 1953. *Predatism by the adult hymenopterous parasite and its role in biological control.* J. econ. Ent. 46 (4): 541-4.

Garlick, W. G., 1948. *A five-year study of Codling Moth larval habits and adult emergence.* Sci. Agr. 28: 273-92.

Geier, P., 1957. *De la nuisibilité du Carpocapse: observations, remarques, suggestions.* Mitt. Schweiz. ent. Ges. 30:

Linder, A., 1951. *Statistische Methoden.* Bâle: Birkhäuser.

Lindner, E., 1952. *Die Fliegen der palaearktischen Region*, 64 *g*: 250 Stuttgart: Schweizerbart.

Meyer, N. F., 1931. *Revision der Tribus* Anomalonini. Konowia 10: 1-14.

Marchal, P., 1936. *Les Trichogrammes.* Ann. Epiph. 2 (4): 448-551.

NAPHTALI, D. K., 1940. *The introduction of two European parasites of the Codling Moth into Canada.* Rep. ent. Soc. Ont. 71: 44-7.

PERKINS, J. F., 1939. *The* Ephialtes *parasitizing the Codling Moth.* Bull. ent. Res. 30: 307-8.

— 1941. *A synopsis of the British* Pimplini, *with notes on the synonymy of European species.* Trans. R. ent. Soc. Lond. 91: 637-59.

ROSENBERG, H. T., 1934. *Biology and distribution in France of the larval parasites of* Cydia pomonella *L.* Bull. ent. Res. 25: 201-56.

SCHMIEDEKNECHT, O., 1902-36. *Opuscula Ichneumonologica.* Blankenburg in Thür.

SCIARRA, G., 1915. *Contribuzione alla conoscenza della* Carpocapsa pomonella *L.* Boll. Lab. Zool. Gen. R. Sc. Sup. Agr. Portici 10: 33-50.

SIMMONDS, F. J., 1944. *Observations on the parasites of* Cydia pomonella *in Southern France.* Sci. Agr. 25: 1-30.

STEFFAN, J. R., 1952. *Les espèces françaises du genre* Perilampus *Latr.* Bull. Soc. ent. France 57: 68-74.

SZEPLIGETI, Gy., 1908. *Braconiden aus der Sammlung des Ungarischen National-Museums.* Ann. Mus. Nat. Hung. 6: 410.

WIESMAN, R., 1937. *Neues von der Obstmade.* Schweiz. Z. f. Obst- u. Weinbau 46: 193-7.

WIGGLESWORTH, V. B., 1939. *The principles of insect physiology.* London: Methuen.

WILLIAMS, C. B., 1951. *Changes in insect populations in the field in relation to preceding weather conditions.* Proc. R. Soc. B 138: 130-56.
